AMAZONIANA	VIII	3	365 – 374	Kiel, Juni 1984

Mögliche Wanderwege und Phylogenie der südamerikanischen Iniidae (Cetacea, Mammalia)

von

Hellmut Grabert

Geologisches Landesamt Nordrhein-Westfalen, Krefeld

Possible migration and phylogeny of the South-American Iniidae (Cetacea, Mammalia)

Abstract

The recent dolphin *Inia* (Cetacea) inhabits the river systems of the Amazon and Orinoco. It is proposed that these river dolphins originated in the Pacific coastal region. During the Upper Miocene Pacific prototypes migrated into the river mouths and inhabited the fresh-water basins newly formed by the uplifting of the Andean Cordilleras during the Pliocene. During the Pleistocene the dolphins settled the river systems of the Amazon and Orinoco. Water quality (turbity, range of sight, acidity) is one of the significant influences on speciation within the genus *Inia*.

Keywords: *Inia*, **Amazon, Pacific, Miocene, speciation.**

Von den südamerikanischen Zahnwalen (Odontoceti) sind nur die Iniidae ausgesprochene Süßwasser-Bewohner und kommen daher nicht – wie andere Vertreter – in brackisch beeinflußten Küstengewässern vor. Vielleicht liegt das daran, daß die Iniidae – als einzige wohl? – den Kontinent vom Pazifik bis fast zum Atlantik durchquert haben.

Von den Iniidae gibt es drei Arten bzw. Unterarten: *Inia boliviensis,* die auf das bolivianische Anden-Vorland beschränkt ist, und *Inia geoffrensis,* die mit der Unterart *g. geoffrensis* das Amazonas-, und *g. humboldtiana,* die das Orinoco-Flußsystem besiedelt (VAN BREE & ROBINEAU 1973; PILLERI & GIHR 1977; PILLERI, MARCUZZI & PILLERI 1982; TREBBAU & VAN BREE 1974).

Inia boliviensis soll die urtümlichere Art sein und diese Annahme wird u.a. damit begründet, daß die Reduzierung der Zahnzahl bei *Inia geoffrensis* und ihre stärkere Cerebralisation als eine Weiterentwicklung angesehen wird.

0065-6755 / 1984 / 365 / © MPI für Limnologie, AG Tropenökologie, Plön; INPA, Manaus

Das Verbreitungsgebiet von *Inia boliviensis* deckt sich mit dem des – geologisch vergangenen – Beni-Sees. Diese See war der pleistozäne Rest eines größeren pliozänen Seensystems, das als subandine Süßwasser-Molasse bezeichnet wird. Diese wiederum entstand aus der miozänen Meeresmolasse, und diese hatte, noch während der einsetzenden Anden-Orogenese, Verbindung zum Pazifik. Die ältesten Iniidae, *Proinia patagonica* TRUE, sind daher auch aus marinen Schichten des unteren Miozäns Patagoniens nachgewiesen worden (TRUE 1909, 1910).

Die zu den Platanistoidea gestellten Iniidae (PILLERI, MARCUZZI & PILLERI 1982) haben sich an der Wende vom Oligozän zum Miozän, vor vielleicht 22 Milionen Jahren, aus den im Burdigal (Miozän) dann später aussterbenden Squalodontoidea entwickelt (vgl. Abb. 3 bei ROTHAUSEN 1968). Diese waren in ihrer Mehrzahl eng an die Flachgewässer in unmittelbarer Küstennähe relativ warmer Gewässer gebunden (ROTHAUSEN 1967). Auch für die frühen Iniidae wird gelten, daß es sich um litoral lebende Formen gehandelt hat (vgl. auch OELSCHLÄGER 1978; KELLOGG 1928); ihr urtümlicher Bauplan läßt das vermuten.

Die frühen Iniidae bewohnten vom Miozän an die pazifischen Küstengebiete und drangen mit der im mittleren Miozän (vor rund 20 Millionen Jahren) einsetzenden Anden-Orogenese (ZEIL 1979) in die entstehenden Molasseseen ein. Dort widerfuhr ihnen ein ähnliches Schicksal wie vieler ehemaliger Meeresbewohner, die sich nach dem Verlust der Verbindung zum Pazifik in den abgeschnürten, nun aussüßenden Molasseseen anpassen mußten. Kein Wunder, daß im heutigen Subandin, also auf der Ostseite der Anden, noch viele Formen existieren, die nahe Verwandtschaft zu pazifischen aufweisen: Hornhechte, Sardinen, Seezungen, Garnelen, Rochen . . .

Die Übereinstimmung zwischen den marinen und den Süßwasser-Formen ist oft noch so groß, daß – z.B. – "die kleine, schlank-elliptische Seezunge *Achiropsis nattereri* tatsächlich wie eine im Wachstum zurückgebliebene echte Seezunge des Meeres aussieht" (LÜLING 1969: 579). Und: "Häufiger ist im Rio Ucayali und im Rio Huallaga unterhalb Yurimaguas die über 14 cm groß werdende Süßwasser-Sardine *Lycengraulis batesii*, die der verwandten *Engraulis ringens* sehr ähnlich sieht, jener Sardine, die das Hauptkontigent der enormen Fischschwärme des Humboldt-Stromes vor der nordchilenisch-peruanischen Küste ausmacht" (LÜLING 1969: 577).

In diesem subandinen Molasseseen-Gebiet entwickelte sich aus *Proinia* die Urform von *Inia boliviensis.*

Die neue Umwelt dieser Molasseseen zwang zu einer weiteren Anpassung. Umgeben von Steppen und ariden Gebieten (KLAMMER 1982) und eingegrenzt von den geologisch rasch wachsenden Cordilleren waren die Molasseseen und ihre Zuflüsse sehr reich an Sediment, das zu einer erheblichen und bleibenden Trübung der Wässer führte. An diese Trübe hatte sich *Inia* zusätzlich anzupassen und sie reagierte darauf durch eine Reduktion des Sehapparates (PILLERI & PILLERI 1982). Der Flußdelphin *Inia* ist daher seit dieser Zeit mikrophthalm (vgl. auch GEWALT 1978).

Die pliozänen Molasseseen füllten das ganze nördliche Subandin aus. Von dort war es dann *Inia* möglich, über schon bestehende oder sich neu bildende Verbindungen in das Flußnetz von Amazonas und Orinoco einzudringen. Solche Verbindungen haben schon relativ früh bestanden und werden besonders dort vermutet, wo schon seit geologisch langer

Zeit eine quer den südamerikanischen Kontinent durchziehende Senkungszone, der von Guayaquil bis zur Amazonas-Mündung verlaufende Amazonas-Graben, die Region des späteren Subandins kreuzt. Der Amazonas-Graben ist älter als die Anden und sogar noch älter als der Atlantik, der sich vor rund 110 Millionen Jahren bildete, denn der Graben findet sein entsprechendes Gegenstück auf afrikanischer Seite im Bénoué-Graben, der bis zum Tschad-See zu verfolgen ist.

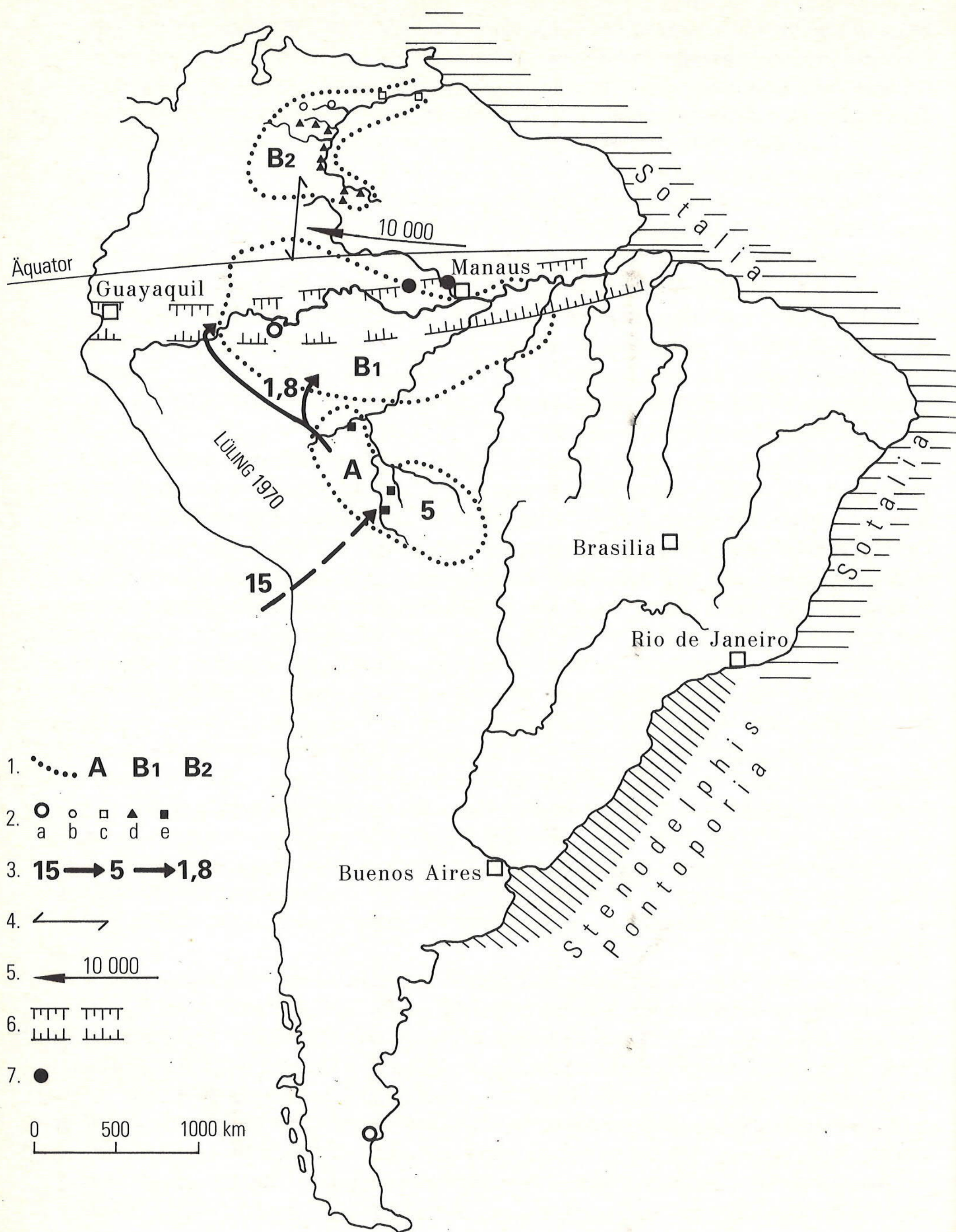
Wie früh nämlich diese Passage schon bestanden haben mag, wann also zum ersten Mal eine Verbindung vom Subandin bis zur Amazonas-Mündung nachzuweisen ist, ergibt sich aus Sediment-Untersuchungen im Amazonas-Deltakörper (DAMUTH & KUMAR 1975). Dieser Körper weist in seinem älteren Teil (Kreide bis Unter-Miozän) feinkörnige, laminierte Ablagerungen auf, die eine geringe und ruhige Sedimentation dokumentieren. Mit dem mittleren Miozän aber ändert sich das Ablagerungsbild: jetzt treten gröbere, Turbulenzen anzeigende Ablagerungen im Deltakörper auf. Aus diesen wird auf eine stärkere Transportkraft (= mehr zusitzende Wassermengen) und ein vergrößertes Einzugsgebiet (= neu angezapftes Subandin) geschlossen (SUPCO et al. 1977).

Möglich wäre zwar auch die Bucht von Guayaquil – am pazifischen Ende des Amazonas-Grabens – als Eintrittsstelle der Iniidae in das Subandin anzunehmen und nicht das Gebiet um Arica. Wie der fossile Vorläufer *Proinia patagonica* (aus dem marinen Miozän Patagoniens) aber deutlich macht, hat sich das Verbreitungsgebiet der Iniidae (oder deren marine Vorläufer) weit nach Süden erstreckt. Die pazifischen Iniidae müssen ihren Weg in das Süßwasser-System von Amazonas und Orinoco über das bolivianische Subandin genommen und dabei die Purús- (GRABERT 1967), wahrscheinlich aber die Iquitos-Pforte benutzt haben (Abb. 1). Ihr Eindringen in dieses System wird an die Wende vom Plio- zum Pleistozän verlegt und von diesem Zeitpunkt an ist mit der Differenzierung in *Inia boliviensis* und *Inia geoffrensis* zu rechnen.

Trotz dieser sehr alten und immer wieder aktivierten Senkungszone des Amazonas-Grabens existiere eine durchgehende Meeresverbindung von Guayaquil bis zur Amazonas-Mündung niemals, obwohl an beiden Endpunkten marine Oberkreide abgelagert ist (KEHRER & KEHRER 1969; KATZER 1903). Der Amazonas-Graben war besonders im oberen Mio- und im Pliozän ein fluviatil-limnisch geprägtes Graben-System ähnlich dem von Ostafrika. Gerade im Bereich dieser Passage sind in den plio-pleistozänen Pebas-Schichten die ersten fossilen Süßwasser-Delphine, Plicodontinia, nachgewiesen worden (MIRANDA RIBEIRO 1938).

Wenn heute diese Passagen nicht mehr deutlich sichtbar sind, so liegt das an den gerade dort besonders mächtigen Verschüttungen mit ganz jungem Anden-Material. Dieser Graben (DE LOCZY 1968, 1970; BEURLEN 1974; GRABERT 1976, 1983b) zeigt noch heute durch kleine und mittlere Erdbeben (BERROCAL & ASSUMPÇÃO 1982) seine aktive Senkungstendenz, besonders im Bereich der nördlichen Randstörung (Abb. 1).

Das im Pleistozän weitgehend noch zusammenhängende Amazonas-Orinoco-Flußnetz war wie die subandinen Molasseseen von Steppen-Gebieten umgeben, die viel Sediment führten und dadurch das Wasser trübten; den heutigen so typischen Regenwald gab es damals – jedenfalls in dieser Ausdehnung – noch nicht. Außerdem lag der damalige Meeresspiegel durch das Festhalten von Süßwasser als Eis in den Polargebieten während der pleistozänen Vereisung auch hier – wie weltweit – um rund 100 m tiefer, so daß es zu einer kräf-



tigeren Erosion kommen konnte. Damals sind weite Gebiete ehemals pazifisch orientierter Gebiete des Subandins über die alte, prä-andine (vor der Anden-Orogenese wirkende) Wasserscheide zum Atlantik hin angeschlossen worden; Hinweise ergeben Schwermineral-Untersuchungen an pleistozänen Sanden der Amazonas-Mündung (SCHNITZER & FARIA 1981). Die vielen Wasserfälle und Stromschnellen gerade auf diesen Strecken zeugen von der geologischen Unreife der Flußbetten und dadurch vom relativ jungen Alter jener Passagen (GRABERT 1967, 1971, 1982).

In diesem durch Anzapfungen nun größer gewordenen Flußsystem von Amazonas und Orinoco entwickelte sich die eingewanderte *Inia* zur "moderneren" *Inia geoffrensis.* Das ausgedehntere Gebiet und wohl auch die vielseitigeren Biotope stellten höhere Anforderungen, so daß *Inia* darauf durch eine höhere Cerebralisation reagierte (und die Zahn-Reduktion auf ein größeres Futterfisch-Angebot zurückgeführt werden kann). Diese Umwelt-Bedingungen änderten sich aber mit Beginn des Holozäns.

Das pleistozäne Inlandeis begann nämlich abzuschmelzen, wodurch der Meeresspiegel um rund 100 m auf die heutige Marke anstieg. Dieser Anstieg ist weltweit zu beobachten und gilt auch für das Amazonas-Mündungsgebiet.Der bis dahin noch mit Sedimenten belieferte Deltakörper (SIOLI 1966; DAMUTH & KUMAR 1975) wurde überflutet und "ertrank". Durch Rückstau und/oder verzögertem Abfluß im zentralen Teil Amazoniens bildete sich die so typische Flußseen-Landschaft der Várzea heraus, in der der weitaus größte Teil der Sedimentfracht (IRION 1976, 1979, 1983; ABSY 1979) hängen blieb und nicht mehr zum Delta transportiert wurde. Und es entstand das riesige Mündungsästuar des Amazonas. Geblieben war aber die aus dem unveränderten Einzugsgebiet zufließende Wassermenge, so daß es zum Phänomen der weit in den Atlantik hinausdrängenden Süßwasser-Kalotte kam.

So einfach, wie hier die Klimageschichte des Quartärs Amazoniens geschildert wird, so differenziert bietet sie sich jedoch bei näherer Betrachtung dar. Sie ist nämlich gekennzeichnet durch den häufigen Wechsel von ariden und humiden Phasen unterschiedlicher Dauer, in denen der Regenwald schrumpfte bzw. sich ausdehnte.

Abb. 1:

1: Verbreitungsgebiet der Iniidae
A: *Inia boliviensis;* B1: *Inia geoffrensis geoffrensis;* B2: *Inia geoffrensis humboldtiana*
2a: *Proinia patagonica, Plicodontinia;* b: *Inia geoffrensis humboldtiana* (GEWALT 1978);
c: *Inia geoffrensis humboldtiana* (TREBBAU & VAN BREE 1974);
d: *Inia geoffrensis humboldtiana* (PILLERI & PILLERI 1982); e: *Inia boliviensis* (PILLERI 1977)
3: Wanderung der Prioniidae aus dem miozänen Küstenbereich (15 Millionen Jahren) in das bolivianische Subandin. Entstehung der *Inia boliviensis* durch Anpassung an das Süßwasser-Milieu (5 Millionen Jahren). Einwanderung in das Amazonas-Orinoco-System und Weiterentwicklung zur *Inia geoffrensis* (1.8 Millionen Jahren)
4: Das ehemals zusammenhängende Amazonas-Orinoco-System
5: Trennung des einstmals einheitliche System durch Bildung eines Schwarzwasser-Riegels vor rund 10 000 J.
6: Der Amazonas-Graben
7: Seismische Informationen am Graben-Nordrand aus den letzten Dekaden

Einen tropischen Regenwald wird es im Amazonas-Gebiet schon immer gegeben haben, jedenfalls seit jener Zeit, als dieses Gebiet vom Äquator und den Tropenzonen durchzogen wird. Das ist anhand der wenigen Klimazeugen für die Zeit seit dem Gondwana-Zerfall, also ungefähr seit der Jura/Kreide-Grenze vor rund 110 Millionen Jahren, nachzuweisen. Großräumige und langfristige Klima-Veränderungen werden aber durch zwei geologische Großereignisse beeinflußt: durch eben jenen Gondwana-Zerfall, der im Osten Südamerikas die Wasserfläche des Atlantiks entstehen ließ, und durch die Anden-Orogenese, welche aus pazifischen Küstenregionen Hochgebirge bildete, die – quer zur äquatorparallelen Hauptwindrichtung – die meteorologischen Bedingungen im östlich gelegenen Amazonas-Gebiet bestimmt haben. So wird angenommen, daß während der maximalen Vereisung die Jahres-Durchschnittstemperatur um 4 - 5 °C niedriger als heute lag, weniger Niederschläge fielen und damit auch das Klima trockener war (VAN DER HAMMEN 1972). Darüber hinaus können klimatische Großereignisse auch Verschiebungen der Klimagürtel herbeigeführt haben derart, daß die breitenparallelen Wüstengürtel sich um ein Beträchtliches nach Norden zum Äquator hin verschoben haben. KLAMMER (1982) weist z.B. für das Pliozän des Pantanals ein arides Klima mit Dünenbildung nach.

Folgt man der Vorstellung, daß jede Vereisungsperiode dann in den Tropenregionen mit einem Meeresspiegel-Abfall, mit der Reduzierung der Urwald-Areale und auch mit einer stärkeren Erosion in den Flußtälern einherging, dann müßte in allen diesen Zeitabschnitten – die gleichen Klima-Verhältnisse, insbesondere die der Niederschläge von heute vorausgesetzt – das Amazonas-Orinoco-System vorwiegend Weißwasser geführt haben, da ja aus der Vegetation die humusreichen Schwarzwässer abgeleitet werden. Es muß aber keineswegs angenommen werden, daß der Regenwald während der Hochglazialzeiten zu Waldinseln schrumpfte, die dann als ökologische Refugien für Flora und Fauna wirkten. Die sicher vorhandenen, auch in den Tropenregionen auftretenden Klima-Veränderungen dürften sich vielmehr so ausgewirkt haben, daß sich der Waldgürtel der Feuchttropen äquatorwärts zusammenzog, nicht sich aber in einzelne Waldinseln auflöste (nach einem freundlichen Hinweis durch Herrn Professor Dr. Sioli vom 7.12.1983). Pollenanalytische Untersuchungen (z.B. durch IRION 1976 bis 1982) in den pleistozänen Sedimenten der Várzea Zentral-Amazoniens haben für Waldinseln keine Hinweise gebracht, auch die Terrassen-Untersuchungen am unteren Amazonas durch KLAMMER (1971) geben darüber keine Auskunft.

Die zwar in den trockenen Perioden stark reduzierten Rest-Regenwälder dienten dennoch der Waldfauna als "Refugien". Hier entstanden aus isolierten und reduzierten Populationen neue Formen, die dann bei neuerlicher Ausdehnung der Wälder infolge des humider werdenden Klimas miteinander in sekundären Kontakt kamen; dies gilt besonders für die an Wald gebundenen Vögel (HAFFER 1969, 1971, 1977). Deren Differenzierung – und wahrscheinlich auch anderer Wirbeltier-Faunen (MÜLLER 1971) – ist daher geologisch jung und erfolgte relativ rasch (vgl. auch TRICART 1975).

Die in den amazonensischen Gewässern lebenden Iniidae werden von diesen Ereignissen nur wenig berührt worden sein, sie konnten sich an die zunehmende Schwarzwasser-Führung Zentral-Amazoniens gewöhnen. Auch in der heutigen Nacheiszeit des Holozäns mußte diese Anpassung weiterhin erfolgen. Was möglicherweise als stark beeinflussend hinzukam, war der Verlust der Verbindung zum Orinoco-System und damit zur Aufspaltung der bisher einheitlichen *Inia geoffrensis*-Population. So lief – wie möglicherweise ähnlich oder auch abgewandelt – in den früheren Zwischeneiszeiten die Schwarzwasser-Bildung ab.

Mit dem steigenden Grundwasser entstand der Überflutungswald, der Igapó, und es gelangten die vegetationsbedingten Humusstoffe verstärkt in das Wasser, färbten es braun und gaben ihm den hohen Säuregrad (SIOLI 1965). Mit dem fast sterilen Regenwasser wurden die ohnehin schon nährstoffarmen Böden (FALESI 1967) ausgelaugt: es bildeten sich die Podsol-Böden des amazonensischen Tieflandes aus (KLINGE 1967, 1969). Bei dem nunmehr durch den Meeresspiegel-Anstieg bedingten verringerten Gefälle und dem Rückhalte-Vermögen der Vegetation wurde kaum noch Sediment transportiert – und die Trübwässer wandelten sich zu Schwarzwässern um. Die heutigen Schwarzwässer sind daher holozänen Alters und damit geologisch recht jung.

Schwarzwässer bildeten sich besonders dort, wo der Überflutungswald mit seinen Flußseen bei einer geringen Meereshöhe optimale Entfaltungsmöglichkeiten fand: im Flußgebiet des Rio Negro. Dieses Gebiet schiebt sich wie ein Riegel aus Schwarzwasser in den ehemals zusammenhängenden Trübwasser-Bereich von Amazonas und Orinoco und trennt diesen in einen nördlichen (= Orinoco) und in einen südlichen Teil (= Amazonas). Damit wird aber auch die ehemals einheitliche *Inia geoffrensis*-Population aufgespalten und es beginnt die Unterarten-Differenzierung in *Inia geoffrensis geoffrensis* (= Amazonas) und *Inia geoffrensis humboldtiana* (= Orinoco). Zwar wird berichtet, daß *Inia*, wenn auch sehr selten, ebenfalls in Schwarzwässern beobachtet wurde (PILLERI & PILLERI 1982). Im Schwarzwasser scheint sich *Inia* nicht wohl zu fühlen. Das kann einmal am Mangel von Futterfischen liegen, zum anderen mag aber auch der hohe Säuregrad (nach SIOLI 1968 bis zu pH 3,8) selektierend wirken.

Schlußbetrachtung

Die Wanderwege und die Artenbildung der einstmals pazifischen Iniidae in Zeit und Raum sind in der Tabelle 1 zusammenfassend dargestellt.

Tab. 1: Wanderwege und Artenbildung der südamerikanischen Iniidae in Zeit und Raum

Holozän	Schwarzwasser-Entstehung und Unterarten-Bildung von *Inia geoffrensis geoffrensis* (= Amazonas) und von *Inia geoffrensis humboldtiana* (= Orinoco)	
10 000 J.		
Pleistozän	Einwanderung in das größere Ökosystem des Amazonas und des Orinoco Entwicklung zur moderneren *Inia geoffrensis* mit stärkerer Cerebralisation und Zahnzahl-Reduzierung	Verbleib im Ursprungsgebiet des bolivianischen Subandin bis heute als die urtümlichere Form *Inia boliviensis*
	Plicodontinia, eine fossile Form aus den limnisch-fluviatilen Pebas-Schichten des oberen Amazonas-Gebietes	
1.8 Mio. J.		
Pliozän	Süßwasser-Molasse mit Trübwasser-Bildung infolge hoher Sedimentfracht aus den aufsteigenden Cordilleren Anpassung der Iniidae an das Trübwasser-Milieu z.B. durch Reduktion des Sehapparates (Mikrophthalmie)	
5 Mio. J.		
Miozän	Einwanderung der marinen Proiniidae (z.B. *Proinia patagonica* TRUE) aus dem Pazifik in die Meeresmolasse-Gebiete östlich der Anden	
	Vor rund 15 Millionen Jahren Beginn der eigentlichen Anden-Orogenese	

Zusammenfassung

Die südamerikanischen Iniidae sind im Miozän, vor rund 15 Millionen Jahren aus pazifischen Küstengewässern in die subandinen Molasseseen eingewandert, wo sie sich dann nach Verlust der Verbindung zum Meer infolge der Anden-Orogenese im Pliozän (5 bis 1.8 Millionen Jahren) in den Seen der Süßwassermolasse anpassen mußten. Diese Seen waren durch die angelieferte hohe Sedimentfracht aus den geologisch rasch emporwachsenden Cordilleren sehr trübe, worauf die Iniidae durch eine Reduktion ihres Sehapparates reagierten. Im bolivianischen Subandin entstand die Urform von *Inia boliviensis.* Diese wanderte im Pleistozän (1.8 Millionen bis 10.000 Jahren) über die Iquitos-Pforte in das größere Amazonas-Orinoco-Flußsystem ein und bildete sich dort zur "moderneren" *Inia geoffrensis* um (höhere Cerebralisation, Zahnzahl-Reduzierung). Mit Beginn des Holozän vor rund 10.000 Jahren wandelte sich die bisherige Steppen- und Savannen-Landschaft in den Regenwald mit seinen Schwarzwässern um. Diese spalteten das bisher einheitliche Trübwasser-Gebiet von Orinoco und Amazonas auf und bildete – im Bereich des heutigen Rio Negro – einen sauren Schwarzwasser-Riegel, der von *Inia geoffrensis* gemieden wird und der dadurch zur Unterarten-Bildung von *Inia geoffrensis geoffrensis* und *Inia geoffrensis humboldtiana* führte; erstere Unterart ist auf das Amazonas-, letztere auf das Orinoco-System beschränkt (TREBBAU & VAN BREE 1974).

Resumo

As Iniidae sulamericanas imigraram no Mioceno, há aproximadamente 15 milhões de anos, vindas de águas litorâneas do Pacífico, nos lagos de molasso subandinos, onde então, depois de perderem a comunicação com o mar em virtude da orogênese dos Andes durante o Plioceno (5 até 1,8 milhões de anos), tiveram de se adaptar nos lagos do molasso de água doce. Em virtude da alta descarga sedimentária recebida, proveniente das Cordilheiras em célere elevação geológica, estes lagos eram muito turvos, ao que as Iniidae reagiram com uma redução dos seus aparelhos de visão. No subandino boliviano teve origem a forma primitiva de *Inia boliviensis.* Esta, passando pela Porta de Iquitos, imigrou no Pleistoceno (1,8 milhões de anos até 10.000 anos) no sistema fluvial Amazonas-Orinoco, maior, e lá se transformou na *Inia geoffrensis* "mais moderna" (cerebralização mais alta, redução do número de dentes). Com o início do Holoceno, há cerca de 10.000 anos atrás, a paisagem de estepes e savanas de até então transformou-se em floresta úmida com suas águas negras. Estas dissociaram a região até então uniforme de águas turvas do Orinoco e Amazonas e formaram – no âmbito do hodierno Rio Negro – um ferrolho de água negra azeda, evitado por *Inia geoffrensis*, e que devido a isto levou à formação das subespécies *Inia geoffrensis geoffrensis* e *Inia geoffrensis humboldtiana*; a primeira subespécie está restrita ao sistema Amazonas, a última ao sistema Orinoco (TREBBAU & VAN BREE 1974).

Literatur

ABSY, M. L. (1979): A palynological study of Holocene sediments in the Amazon Basin.- Acad. proefschr. Univ. Amsterdam.

BERROCAL, J. & M. ASSUMPÇÃO (1982): Seismology in Brazil.- Earthqu. Inform. Bull. **14**: 19 - 21.

BEURLEN, K. (1974): Die geologische Entwicklung des Atlantischen Ozeans.- Geotekt. Forsch. **46**: 1 - 69.

BIGARELLA, J. J. (1975): Lagoa dune field (State of Santa Catarina, Brazil), a model of eolian and pluvial activity.- Bol. Paranaens. Geociênc. **33**: 133 - 167.

BREE, VAN, J. H. & D. ROBINEAU (1973): Notes sur les holotypes de *Inia geoffrensis geoffrensis* (DE BLAINVILLE, 1817) et de *Inia geoffrensis boliviensis* D'ORBIGNY, 1834 (Cetacea, Platanistidae).- Mammalia **37**: 658 - 664.

BROWN, B. (1879): On the Tertiary deposits on the Solimões and Javary rivers in Brazil.- Quart. J. Geol. Soc. London **35**: 76 - 81.

DAMUTH, J. E. & H. KUMAR (1975): Amazon Cone – morphology, sediments, age and growth pattern.- Geol. Soc. Americ. Bull. **86**: 863 - 878.

FALESI, I. C. (1967): O estado atual dos conhecimentos sôbre os solos da Amazonia brasileira.- At. simp. biot. Amazon. **1**: 151 - 168.

FREYBERG VON, B. (1938): Die Hebung der brasilianischen Masse.- Z. deutsch. geol. Ges. **90**: 133.

GEWALT, W. (1978): Unsere Tonina (*Inia geoffrensis* BLAINVILLE 1817) – Expedition 1975.- Zool. Gart. NF **48**: 323 - 348.

GRABERT, H. (1967): Sôbre o desaguamento natural do sistema fluvial do rio Madeira desde a construção dos Andes.- At. simp. biot. Amazon. **1**: 209 - 214.

GRABERT, H. (1968): Postmesozoische Entwässerung und Oszillation am Ostrande des Brasilianischen Schildes.- Geol. Rdsch. **58**: 166 - 198.

GRABERT, H. (1971): Die Wasserfallstrecke des Rio Madeira (Territorium Rondonia, Brasilien) als Rest einer vortertiären Wasserscheide zwischen dem Atlantik und dem Pazifik.- Z. Ges. Erdkd. Berlin **102**: 52 - 62.

GRABERT, H. (1976): Das Amazonas-Schersystem.- N. Jb. Geol. Paläon. Mh. 1976: 1 - 20.

GRABERT, H. (1982): An den Katarakten des Rio Madeira (Amazonas, Brasilien).- Nat. u. Mus. **112**: 165 - 171.

GRABERT, H. (1983a): Der Amazonas – Geschichte eines Stromes zwischen Pazifik und Atlantik.- Nat. u. Mus. **113**: 61 - 71.

GRABERT, H. (1983b): The Amazon shearing system.- Tectonophys. **95**: 329 - 336.

HAFFER, J. (1969): Speciation in Amazonian birds.- Science **165**: 131 - 137.

HAFFER, J. (1971): Artenentstehung bei Waldvögeln Amazoniens.- Umschau **71**: 135 - 136.

HAFFER, J. (1977): Pleistocene speciation in Amazonian birds.- Amazoniana **6**: 161 - 191.

IRION, G. (1976): Die Entwicklung des zentral- und ober-amazonischen Tieflandes im Spät-Pleistozän und Holozän.- Amazoniana **6**: 67 - 79.

IRION, G. (1976): Quaternary sediments of the Upper Amazon lowlands of Brazil.- Biogeogr. **7**: 163 - 167.

IRION, G. (1979): Jung-Tertiär und Quartär im Tiefland Amazoniens.- Nat. u. Mus. **109**: 120 - 127.

IRION, G. (1982): Mineralogical and geochemical contribution to climatic history in Central Amazonia during Quaternary time.- Trop. Ecol. **23**: 76 - 85.

IRMLER, U. (1977): Inundation-forest types in the vicinity of Manaus.- Biogeogr. **8**: 17 - 29.

KATZER, F. (1903): Grundzüge der Geologie des unteren Amazonasgebietes (des Staates Pará in Brasilien).- 196 p., Max Weg Verlag, Leipzig.

KEGEL, W. (1957): Hebung und Senkung in Nordost-Brasiliens Küstenzone.- Geol. Jb. **74**: 123 - 134.

KEHRER, W. & P. KEHRER (1969): Beobachtungen zur Kreide-Tertiär-Grenze in Südwest-Ecuador.- N. Jb. Geol. Paläont. Abh. **134**: 131 - 147.

KELLOGG, R. (1928): The history of whales – their adaption to life in the water.- Quart. Rev. Biol. **3**: 29 - 76.

KLAMMER, G. (1971): Über plio-pleistozäne Terrassen und ihre Sedimente im unteren Amazonas-Gebiet.- Z. Geomorph. NF **15**: 62 - 106.

KLAMMER, G. (1982): Die Paläowüste des Pantanals von Mato Grosso und die pleistozäne Klimageschichte der brasilianischen Randtropen.- Z. Geomorph. NF **26**: 393 - 416.

KLINGE, H. (1967): Podzol soils: a source of blackwater rivers in Amazonia.- At. simp. biot. Amazon. **3**: 117 - 125.

KLINGE, H. (1969): Climatic conditions in lowland tropical podzol areas.- Trop. Ecol. **10**: 222 - 239.

LOCZY, L. DE (1968): Geotectonic evolution of the Amazon, Parnaiba and Parana basins.- An. Acad. Bras. Ciênc. **40**: 231 - 249.

LOCZY, L. DE (1970): Role of transcurrent faulting in South America tectonic framework.- Americ. Ass. Petrol. Geol. Bull. **54**: 2111 - 2119.

LÜLING, K. H. (1969): Seltsame Fischwelt in Amazonien.- Nat. u. Mus. **99**: 571 - 579.

MIRANADA RIBEIRO, A. DE (1938): *Plicodontinia mourai* g. et sp. nov.- Livr. Jub. Prof. Lauro Travassos, Rio de Janeiro: 319 - 331.

MÜLLER, P. (1971): Ausbreitungszentren und Evolution in der Neotropis.- Mitt. Biogeogr. Abt. Univ. Saarbrücken, 20 pp.

OELSCHLÄGER, H. A. (1978): Erforschungsgeschichte, Morphologie und Evolution der Wale.- Nat. u. Mus. **108**: 317 - 333.

PILLERI, G. (1977): Zoologische Mission in Beni (Bolivien) und nach Uruguay (1976 - 1977).- 84 pp., Bern.

PILLERI, G. & M. GIHR (1977): Observations on the Bolivian (*Inia boliviensis* D'ORBIGNY, 1834) and the Amazonian bufeo (*Inia geoffrensis* DE BLAINVILLE, 1917) with description of a new subspecies (*Inia geoffrensis humboldtiana*).- Invest Cetacea **8**: 11 - 76.

PILLERI, G., MARCUZZI, G. & O. PILLERI (1982): Speciation in the Platanistoidea – Systematic, zoogeographical and ecological observations on recent species.- In: PILLERI, G. (ed.): Investigations on Cetacea **14**: 15 - 46.

PILLERI, G. & O. PILLERI (1982): Zoologische Expedition zum Orinoco und Brazo Cassequiare 1981.- 153 pp., Bern.

ROTHAUSEN, K. (1967): Die Klimabedingungen der Squalodontoidea (Odontoceti, Mamm.) und anderer mariner Vertebraten.- Sonderveröff. Geol. Inst. Univ. Köln **13**: 157 - 166.

ROTHAUSEN, K. (1968): Die systematische Stellung der europäischen Squalodontidae (Odontoceti, Mamm.).- Paläont. Z. **42**: 83 - 104.

SCHNITZER, W. A. & L. E. DE CARMO FARIA (1981): Sedimentologische Untersuchungen an Küstensanden des Rio Pará und pleistozänen Sanden der Umgebung von Belém do Pará (Pará, Brasilien).- Zbl. Geol. Paläont. Teil I: 409 - 418.

SIOLI, H. (1966): General features of the delta of the Amazon.- Hum. Trop. Res., Scienc. probl. humid. trop. zon., Proc. Dacca Sympos., UNESCO: 381 - 390.

SIOLI, H. (1968): Hydrochemistry and geology in the Brazilian Amazon region.- Amazoniana **1**: 267 - 277.

SUPCO, P. R. et al. (1977): Ceara Rise – The shipboard scientific party.- Init. rep. Deep Sea Drilling proj. **39**: 45 - 99.

TREBBAU, P. & P. J. H. VAN BREE (1974): Notes concerning the freshwater dolphin *Inia geoffrensis* (DE BLAINVILLE 1817) in Venezuela.- Z. Säugetierkd. **39**: 50 - 57.

TRICART, J. (1975): Influence des oscillations climtiques récentes de la modèle en Amazonia Orientale.- Z. Geomorph. NF **19**: 140 - 163.

TRUE, F. W. (1909): A new genus of fossil Cetaceans from Santa Cruz Territory, Patagonia; and description of a mandible and vertebrae of Prosqualodon.- Smiths. Misc. Coll. **52**: 441 - 456.

TRUE, F. W. (1910): Description of a skull and some vertebrae of the fossil Cetacean *Dichotichus vanbenedeni* from Santa Cruz, Patagonia.- Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **28**: 19 - 32.

ZEIL, W. (1979): The Andes – a geological review.- Regional. Geol. Erde **13**: 260 pp.

Anschrift des Autors:

Prof. Dr. Hellmut Grabert
Geologisches Landesamt Nordrhein-Westfalen
Postfach 1080
D - 4150 Krefeld
FRG

Zum Druck angenommen im Februar 1984